port général. Nous serons heureux si cette trop brève communication peut intéresser les membres de la Société botanique de France.

M. Maheu fait la communication suivante :

Production expérimentale de propagules dans le genre *Barbula*;

PAR M. JACQUES MAHEU.

Parmi les Mousses appartenant au genre *Barbula*, quelques-unes se reproduisent uniquement par spores. D'autres présentent en outre sur leurs feuilles, soit normalement (*Barbula membranifolia* Hook.), soit sur certains échantillons seulement (*B. latifolia* Bruch; *B. paludosa* Schleich.; *B. sinuosa* Mitt.) des organes multiplicateurs : Propagules. Enfin le *Barbula papillosa* Wills. est apogame et se multiplie uniquement par propagules, bien que cette plante cosmopolite ait été rencontrée deux fois exceptionnellement fructifiée en Australie.

Quelques espèces dépourvues de ces organes à l'état normal, peuvent en acquérir sous l'influence de conditions biologiques particulières. En 1874, H. Müller[1] a pu obtenir accidentellement des organes multiplicateurs qu'il appelle Brutknoller, Brutknospen (Propagules), sur les rhizoïdes de plusieurs *Barbula* (*B. muralis* Hedw., *B. ruralis* Hedw., *B. revoluta* Schw.), cultivés entre deux feuilles de ouate de tourbe placées au-dessus de l'eau.

Correns[2], en 1899, reprit et généralisa pour les Mousses l'étude des propagules (Brutorganes) qu'il classe de la façon suivante :

A. Propagules (*Brutorganes*) provenant des organes de l'axe.

1° *Bruchstämmchen, Bruchäste.* — Dans le cas ou la tigelle ou la branche se détache dans toute la longueur.

2° *Bruchknospen.* — Lorsque la branche se sectionne sous le bourgeon terminal.

3° *Brutsprossen, Brutäste.* — Branche d'incubation se détachant au-dessus ou à son point d'insertion.

4° *Brutknospen.* — Branches d'incubation très courtes.

1. Müller (Hermann), *Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose*, Leipzig, 1874.

2. Correns (C.), *Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge*, Iéna, 1899.

5° *Bulbillen.* — Bourgeon d'incubation à foliation réduite.

6° *Brutwurzelknöllchen.* — Petits tubercules qui naissent sur l'axe, se détachent et servent à la multiplication; ne pas confondre avec

7° *Wurzelknöllchen.* — Méristèmes de tiges développés sur le protonéma qui ne sont pas caduques et servent de poches de réserve.

B. Propagules, provenant des feuilles.

1° *Brutblätter.* — Si la feuille d'incubation se détache en son entier, au niveau d'une zone de séparation préexistante.

2° *Bruchblätter.* — Si la feuille se divise en plusieurs parties, sans zones de séparation préexistante.

C. Propagules, développés sur le protonema.

1° *Brutkörper.* — Corps d'incubation développés sur des protonemas; ce dernier pris dans le sens le plus large.

2° *Brutpflanzchen.* — Propagule ou Brutorgane se développant au lieu d'origine et se détachant après (*Syrrhopodon prolifer*).

En plaçant dans des conditions particulières de milieu un certain nombre de *Barbula* (*B. muralis* Hedw., *B. ruralis* Hedw., *B. subulata* Hedw., *B. papillosa* Wils., *B. lævipila* Brid., *B. vinealis* Brid., *B. convoluta* Hedw.), nous avons pu obtenir d'emblée la production de propagules et le maintien de l'espèce pendant plusieurs années (6 mois *B. lævipila Brid,*; 2 ans *B. ruralis* Hedw., *B. muralis* Hedw., *B. convoluta* Hedw.).

Toutes ces espèces, sauf le *Barbula papillosa* Wils., sont toujours dépourvues de ces organes à l'état normal. Limpricht, n'en fait aucunement mention [1], et Warnstorf [2], qui a cependant beaucoup tenu compte de la forme des propagules dans ses diagnoses, semble les ignorer.

Méthode de culture. — Des coussinets de chaque espèce encore adhérents à la terre étaient, après lavage à l'eau distillée, placés sur une couche de ouate dans le fond d'un cristallisoir contenant de l'eau stérilisée, additionnée d'une trace de thymol, dont le niveau affleurait la base des tiges. Le cristallisoir était fermé et, de ce fait, l'atmosphère confinée à peu près saturée de vapeur d'eau. De ces cultures les unes furent faites à la lumière, les autres à une demi-obscurité.

Examen des cultures, production des protonémas et des propagules. — Placées dans ces conditions, les espèces tentent à s'uniformiser.

1. Limpricht (K.-G.), *Die Laubmoose.* Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. *Leipzig, 1903.*

2. Warnstorf (C.), *Moose,* Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, *1902.*

Les tiges et les feuilles s'allongent. Après 6 semaines à 2 mois, il naît sur les tiges, les feuilles ou les rhizoïdes de longs filaments protonématiques formant un feutrage inextricable. Ces filaments proviennent de cellules externes qui s'allongent, ils présentent des cellules basales très courtes; leurs cloisons transversales sont rares, tantôt droites, tantôt obliques. Les cellules, d'abord chlorophylliennes, à parois minces, épaississent et cutinisent bientôt leurs parois.

Ces productions protonématiques se forment par le processus indiqué par SCHIMPER [1] : « Chaque feuille et même chaque portion de feuille détachée de la plante mère et placée dans des conditions convenables peut produire des filaments proembryonnaires, par la multiplication d'une ou de plusieurs cellules parenchymateuses. » Pour GŒBEL[2] et LIMPRICHT[3], chaque feuille peut être l'origine d'un protonéma secondaire, mais la régénération ne peut avoir lieu que si la feuille est détachée du tronc, ce qui, d'après GŒBEL, ne serait pas nécessaire.

De même que STAHL[4] et PRINGSHEIM[5] l'ont observé dans les cultures sur l'*Hypnum serpens* L., l'*Hypnum cuspidatum* L. et le *Bryum cæspititium* L., et BRIZI[6], dans la nature sur le *Funaria hygrometrica* Hedw., nous avons vu dans nos cultures de nombreux filaments protonématiques naître de pédicelles ou même de fragments de sporogone. De FOREST HEALD[7], en cultivant des feuilles détachées de *Barbula muralis* Hedw., les a vu produire, à la lumière, au bout de 10 semaines, des protonémas sans bourgeons, à l'obscurité, des éléments de la nature des rhizoïdes avec cloisons obliques et pas de chlorophylle. Les troncs défoliés n'ont donné ni rhizoïde, ni protonéma.

1. SCHIMPER, *Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses*, 1848, p. 19.
2. GŒBEL, *Outlines of classification*, 1887, p. 173.
3. LIMPRICHT, *Die Laubmoose*, tome I, p. 65.
4. STAHL (E.), *Ueber künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporogonium der Laubmoose* (Bot. Zeitg., 1876, p. 689 et suiv.).
5. PRINGSHEIM (N.), *Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten* (Jahrb. f. wiss. Bot. t. XI, p. 1 à 46). Leipzig, 1878.
6. BRIZI (U.), *Apunti di teratologia briologica* (Ann. del Istituto botanico di Roma, V, 1872, p. 53-57.
7. FOREST HEALD (Fred. de), *A study of Regeneration as exhibited by Mosses* (Botanical Gazette, XXVI, 1898, pp. 169-210).

La régénération peut se produire, tantôt sur des échantillons vivants, ou sur les feuilles et les tigelles provenant du morcellement des échantillons cultivés; ces organes donnent alors des filaments dichotomisés. Sur ces protonémas naissent les propagules que FOREST HEALD considère comme leurs homologues et dont les formes varient suivant les espèces, comme nous le verrons plus loin.

Germination des propagules. — Les cellules constituantes *à contenu huileux* toujours dépourvues d'amidon se gorgent de chlorophylle. Des filaments sortent de certaines cellules (*cellules nématogènes* de CORRENS) et continuent à s'accroître par leur extrémité pour former des axes de protonéma. Ou bien, contrairement à ce que disait MÜLLER, « la plante Mousse nouvellement formée n'est en communication avec le propagule que par une unique cellule », le propagule développe en même temps, quoique inégalement, plusieurs de ses cellules pour donner la plantule. A la place des premières feuilles de la tige, des éléments filiformes ou à structure très simple prennent naissance.

La nouvelle Mousse peut, en vivant aux dépens du propagule, acquérir un développement assez avancé. Bientôt les cellules inférieures (*cellules nématogènes rhizoïdes*) donnent naissance, soit à des rhizoïdes, soit à des protonémas émettant des rhizoïdes secondaires. La séparation se fait ensuite, sans qu'aucune cellule se soit déchirée, le long de la lamelle moyenne des cellules formant le pied : méthode *schizolyte* de CORRENS.

Ces plantes restent toujours stériles, elles produiront à leur tour d'autres protonémas propagulifères, origines de plantules de plus en plus petites. Au bout de quelque temps, les jeunes Mousses seront filiformes et extrêmement maigres. Nous conservons depuis deux ans déjà des cultures de *Barbula ruralis* Hedw., *B. convoluta* Hedw. et *B. muralis* Hedw..

Examinons maintenant les caractères particuliers des propagules de chaque espèce.

BARBULA PAPILLOSA Wils. — Après 2 mois de culture, les rhizoïdes ont donné des propagules analogues à ceux développés sur la feuille normale (longueur 70 μ, largeur 50 à 60 μ). Ces derniers germent en donnant des protonémas et des rhizoïdes, et sur les protonémas prendront naissance de petits bourgeons

de tiges. Dans les cultures faites à l'obscurité, les propagules, malgré l'absence de chlorophylle, donnent des protonémas chlorophylliens (Pl. XVII, fig 12, 13, 14).

Barbula muralis Hedw. — Après deux mois de culture, les touffes se flétrissent. Les feuilles, les pédicelles, la base et le sommet des tiges détachés émettent de nombreux protonémas enchevêtrés (Planche XVI, fig. 1). Ces filaments pluricellulaires cutinisent leurs parois qui deviennent granuleuses (Pl. XVI, fig. 9). Les propagules naissent sur un bourgeon latéral. Ils sont irréguliers, globuleux, d'un diamètre de 60 à 80 μ, parfois groupés en colonnettes de 15 à 16 éléments (Pl. XVI, fig. 3 et 5), rarement aussi réguliers que dans le *B. convoluta* Hedw. et le *B. lævipila* Brid. (Pl. XVI, fig. 2). Longtemps ils restent à l'état de vie ralentie et germent pour donner directement une plantule (Pl. XVI, fig. 11). Jamais nous n'avons observé les cellules accessoires signalées par Müller; le propagule peut germer et donner un nouveau protonéma (Pl. XVI, fig. 4). On observe parfois des filaments protonématiques formés de 12 à 15 cellules rapprochées, à parois brunes, cutinisées, sortes de sclérotes protonématiques très condensés (Pl. XVI, fig. 8). Ils ne donnent jamais naissance directement à une plantule, mais peuvent produire des filaments à propagules (Pl. XVI, fig. 10). On trouve d'ailleurs tous les termes de passage des protonémas condensés aux propagules vrais (Pl. XVI, fig. 5, 7 et 10). Ces cultures, abandonnées au sec, passent à l'état de vie ralentie et peuvent se développer grâce aux propagules, quand les conditions biologiques redeviennent favorables.

B. lævipila Brid. — Les filaments protonématiques partent de la feuille (Pl. XVII, fig. 15), sont chlorophylliens à parois fines ou cutinisées (Pl. XVII, fig. 16) et portent de nombreux bourgeons latéraux. Les propagules nombreux, portés par un pédoncule allongé unicellulaire, sont sphériques, d'un diamètre de 30 à 40 μ, formés de cellules à section hexagonale, à parois brunes, contenant de nombreux grains de chlorophylle et des globules huileux. Souvent réunis par 4 ou 5 éléments, ils germent pour donner directement une plantule (Pl. XVII, fig. 17 et 18).

Barbula convoluta Hedw. — Tous les organes de la plantule peuvent donner des protonémas. Des propagules apparaissent dès

le premier mois : ils sont isolés, sphériques, d'un diamètre de 80 à 180 μ, formés de cellules polyédriques à parois épaisses, brunes, à contenu huileux et chlorophyllien. Ils germent pour donner directement des tiges feuillées, les cellules supérieures formant la tige, les inférieures les rhizoïdes.

Barbula ruralis Hedw. — Les propagules sont ici moins différenciés. Les rameaux émettent des filaments protonématiques sur lesquels naissent latéralement des cellules bourgeonnantes (Pl. XVII, fig. 3). Ces dernières se groupent en massifs de 12 à 30 éléments (Pl. XVII, fig. 4). Ils sont sphériques d'un diamètre de 20 à 35 μ, à parois fines et à contenu chlorophyllien et huileux. Ils restent longtemps à l'état de vie ralentie. Puis quelques-uns s'allongent pour donner des rhizoïdes, tandis que d'autres constituent un petit bourgeon foliaire (Pl. XVII, fig. 5), origine d'une tige feuillée (Pl. XVII, fig. 6 et 7). Ces massifs de propagules sont surtout abondants dans les cultures faites à une demi-obscurité. On trouve tous les termes de passage entre les propagules sphériques des *B. convoluta* Hedw., *B. muralis* Hedw., *B. lævipila* Brid. et ceux que nous venons de décrire.

Barbula vinealis Brid. — Cette espèce donne, au bout de 3 mois de culture, des protonémas de tiges et de feuilles (Pl. XVI, fig. 15). Au quatrième mois se développent sur les éléments protonématiques des propagules ovoïdes, pluricellulaires, abondamment pourvus de chlorophylle, à parois d'abord minces, cutinisées ensuite (longueur 110 μ, largeur 60 μ). Ces propagules germent et se transforment rapidement en bourgeons latéraux, origine de tiges feuillées (Pl. XVI, fig. 17).

Quelques cellules des feuilles, au lieu de donner des protonémas, se transforment en bulbilles très caduques, difficiles à voir en place et analogues à celles qui se développent à l'aisselle des feuilles du *Webera annotina* Schw. (Pl. XVI, fig. 12). Ces bulbilles, sessiles sur le sommet de la nervure, prennent l'allure des bourgeons des protonémas, (longueur 250 μ, largeur 100), tombent sur le sol, donnent des rhizoïdes par leurs cellules basales et se développent par leurs propres moyens (Pl. XVI, fig. 18). Ici la feuille peut donc donner indifféremment des filaments de protonéma, des propagules ou des bulbilles. Il y a

donc homologie entre les propagules, les filaments protonématiques et les tiges feuillées.

CONCLUSIONS.

Un certain nombre d'espèces de *Barbula*, *B. muralis* Hedw., *B. ruralis* Hedw., *B. convoluta* Hedw., *B. papillosa* Wils., *B. lævipila* Brid., *B. vinealis* Brid., *B. subulata* Hedw., auxquels il faut ajouter *B. revoluta* Schw. d'après MÜLLER, et probablement beaucoup d'autres, peuvent, dans certaines conditions expérimentales, donner naissance à des propagules. Ces derniers ont des formes variables selon les espèces. Ils sont pluricellulaires, en sphères, soit isolés (*B. lævipila* Brid., *B. convoluta* Hedw., *B. papillosa* Wils.), soit en groupe (*B. lævipila* Brid., *B. ruralis* Hedw.), ou même soudés en colonnettes (*B. muralis* Hedw.). On trouve tous les termes de passage entre les filaments protonématiques condensés et les véritables propagules (*B. muralis* Hedw.). Dans le *B. vinealis* Brid., il se produit sur la feuille, soit des protonémas donnant des propagules, soit directement un propagule ou même une bulbille analogue à celles des *Webera*, caduque et destinée à redonner une plantule. Quant au *B. papillosa* Wils., il a montré sur les rhizoïdes des propagules analogues à ceux développés normalement sur les feuilles.

La production de ces organes est due aux conditions culturales : saturation par la vapeur d'eau d'un milieu confiné. L'influence de l'humidité semble même prépondérante, car des touffes des mêmes espèces cultivées en pots n'ont pas donné d'organes multiplicateurs. Les cultures faites à la lumière et à l'obscurité présentent des propagules analogues et en même proportion. Tiges, feuilles et autres organes de *Barbula* peuvent donc donner naissance à des filaments de nature protonématique dans les cultures faites à la lumière et rhizoïdale dans celles faites à l'obscurité.

Or, DE FOREST HEALD considère avec raison les propagules comme équivalents du protonéma dont ils dérivent. D'autre part les rhizoïdes peuvent donner des propagules (*B. papillosa* Wils.), et les cultures faites à l'obscurité donnent des filaments ayant la nature de rhizoïdes propagulifères. Le protonéma a donc

la même valeur que le rhizoïde. Non seulement propagules, protonémas, rhizoïdes sont homologues, mais on peut passer de l'un à l'autre, soit dans un sens, soit dans un autre. Le propagule pouvant naître de rhizoïde ou de protonéma, et donnant à son tour par sa germination, rhizoïdes et protonéma ou son homologue la tige feuillée. Quant à la bulbille, propagule différencié, elle donne une tige feuillée. On est donc dès lors amené à ne considérer les rhizoïdes, les protonémas, les propagules (dans le sens le plus large du mot) et les tiges feuillées des Mousses, que comme des modes variés d'évolution d'un seul et même organe, adapté à des conditions de vie différentes, mais fondamentalement homologue.

La production des propagules et des protonémas peut donc assurer le maintien de l'espèce. M. F. Camus (que nous sommes heureux de pouvoir remercier ici) nous a remis des touffes de *B. muralis* Hedw. qui, renversées, avaient donné, à l'envers, des filaments protonématiques, origine de nouvelles plantules; mais nous n'y avons pas vu de propagules, ce qui peut s'expliquer par le développement de la plante dans les conditions extérieures habituelles.

Les cultures, dont quelques-unes sont conservées depuis plusieurs années, ont constamment montré une régression des échantillons. Les propagules ne peuvent donc assurer la conservation de l'espèce mais servent uniquement à la maintenir (*organes multiplicateurs*) pour permettre la production des organes sexués (*archégones et anthéridies*) destinés à la formation de l'œuf (*organe reproducteur*). Cette étude montre, bien que la présence et la forme des propagules soient caractéristiques pour quelques espèces, combien il faut être circonspect pour leur attribuer une valeur spécifique et de détermination lorsqu'ils se développent sur des échantillons vivant dans des conditions ou des milieux anormaux (cavernes, hauts sommets, etc.).

Explication des planches.

Planche XVI.

Fig. 1. — Tige de *Barbula muralis* Hedw. donnant des protonémas propagulifères par régénération.

Fig. 2. — Propagule isolé. Gross. 280 diam.

Fig. 4. — Un de ces propagules germant. Gross. 280 diam.

Fig. 3 et 5. — Propagules de la même espèce réunis en colonnette. Gross. 150 diam.

Fig. 6. — Propagules en cellules arrondies isolées, passage au type observé dans le *B. ruralis* Hedw. Gross. 280 diam.

Fig. 7 et 8. — Filaments protonématiques condensés jouant le rôle de propagules. Gross. 150 diam.

Fig. 9. — Un fragment du filament figuré en 8. Gross. 280 diam.

Fig. 10. — Bourgeon foliaire, né sur un filament provenant de la germination d'un protonéma condensé.

Fig. 11. — Propagule donnant naissance à une plante feuillée. Gross. 150 diam.

Fig. 12. — Feuille de *Barbula vinealis* Brid., portant une bulbille Gross. 60 diam.

Fig. 13. — Naissance d'un propagule sur une feuille de la même espèce. Gross. 60 diam.

Fig. 14. — Même propagule à l'état adulte. Gross. 280 diam.

Fig. 15. — Feuille donnant des protonémas. Gross. 60 diam.

Fig. 16. — Propagule né sur un protonéma de feuille. Gross. 280 diam.

Fig. 17. — Transformation de ce propagule en bourgeon foliacé. Gross. 260 diam.

Fig. 18. — Bulbille se transformant en bourgeon foliacé. Gross. 200 diam.

PLANCHE XVII.

Fig. 1 à 4. — Propagules du *Barbula ruralis* Hedw. Gross. 280 diam.

Fig. 5, 6, 7. — Germination des propagules précédents donnant une plantule. Gross. 150 diam.

Fig. 8, 9, 10. — Propagules du *Barbula convoluta* Hedw. Gross. 150 diam.

Fig. 11. — Germination du propagule donnant une tige feuillée. Gross. 150 diam.

Fig. 12. — Propagule développé sur un rhizoïde du *Barbula papillosa* Wils. (culture à l'obscurité.)

Fig. 13. — Id. dans les cultures faites à la lumière. Gross. 280 diam.

Fig. 14. — Germination de ces propagules. Gross. 150.

Fig. 15. — Filament protonématique chlorophyllien de la feuille du *Barbula lævipila*. Gross. 280 diam.

Fig. 16. — Même nature d'élément protonématique à parois cutinisées.

Fig. 17 et 18. — Propagules de *B. lævipila* Brid. nés sur les filaments protonématiques. Gross. 150 diamètres.

M. Lutz donne lecture des communications suivantes :